NOUVELLES OBSERVATIONS SUR *TOLYPELLA ANTARCTICA*, CHARACÉE ENDÉMIQUE AUSTRALE (ILES KERGUELEN)[1]

Robert CORILLION* et Bruno de REVIERS**

RÉSUMÉ. — L'étude de stations d'eau courante à *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor., permet de préciser quelques particularités originales de la végétation de cette Characée endémique des îles Kerguelen. L'influence de conditions stationnelles et climatiques sévères entraîne diverses modifications des appareils végétatifs (phylloïdes, système bulbillifère) et reproducteur, en liaison avec la dégradation de la sexualité.

SUMMARY. — Investigation of *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. in freshwater currents of Kerguelen's islands indicate new peculiar conditions of life for this endemic species. Moreover, influence of environment and severe climatic conditions involve many morphological modifications of vegetative and reproductive organs, in connection with the decrease of sexuality.

MOTS CLÉS : Characées, *Tolypella antarctica*, Iles Kerguelen, écologie, morphologie, systématique.

Dans une publication antérieure, l'un de nous (R.C., 1982) a analysé les diverses particularités de la flore des Characées observées à ce jour dans l'île principale (la «Grande Terre») de l'archipel austral de Kerguelen (3 espèces : *Chara fibrosa* Ag., *Nitella hookeri* A. Br., *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor.). Ce travail fait aussi l'historique des observations et récoltes occasionnelles effectuées au cours des grandes expéditions scientifiques antarctiques qui se sont succédé dans l'archipel depuis celle, demeurée célèbre, de J. C. ROSS (1839-1843).

1. Communication présentée le 31 mai 1984 au Colloque de la Société Phycologique de France à Angers.

* Laboratoire de Biologie végétale et de Phytogéographie (I.R.F.A., Angers).

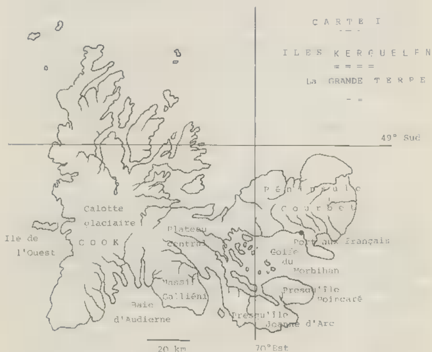
** Laboratoire de Biogéographie et Écologie benthique (B.M.V., Université P. et M. Curie, Paris.

Source : MNHN, Paris

Les échantillons d'herbier recueillis par les botanistes de ces missions ont été examinés, notamment ceux récoltés par J.D. HOOKER (expédition J. ROSS), F.J. MOSELEY (exp. du «Challenger», 1874), Rev. A.E. EATON (exp. du «Volage», 1874-75)[1]. Mais c'est aux prospections récentes de A. LOURTEIG et P. COUR (1963-1964), puis de B. de REVIERS (1977, 1984) que nous devons la meilleure approche des stations de Characées des îles Kerguelen, ainsi qu'une possibilité d'examen plus favorable d'échantillons en bon état et bien fructifiés de l'espèce endémique *Tolypella antarctica*, objet de la présente étude.

I. – LES CHARACÉES DES KERGUELEN ISOLEMENT GÉOGRAPHIQUE ET CLIMAT.

Les diverses observations sur le terrain montrent la pauvreté de la flore locale de Characées dans le périmètre des zones prospectées (ouest de la «Grande



1. Ils proviennent des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, de l'Université Harvard (Farlow Herbarium), U.S.A. et du British Museum. Leur accès nous a été facilité grâce à l'aimable intervention de Mlle A. LOURTEIG.

Source : MNHN, Paris

Terre», carte 1). A ce jour, 3 espèces seulement ont été décelées. Encore faut-il constater que deux d'entre elles (*Chara fibrosa* Ag., *Nitella hookeri* A. Br.) ne sont connues qu'en deux localités (J.D. HOOKER, *in Farlow herbarium*, sans date).

Seul, *Tolypella antarctica* a été récolté par toutes les missions qui se sont succédé sur l'archipel. Elle apparaît nettement comme l'espèce dominante et constitue l'un des éléments les plus remarquables de la flore, tant par son isolement géographique et son caractère endémique que par certains aspects morphologiques et écologiques qui la situent à part dans le genre *Tolypella*.

On sait que l'isolement géographique et la sévérité du climat caractérisent les îles Kerguelen, conditionnant le développement et l'écologie des espèces locales.

L'archipel est, en effet, sensiblement à mi-distance des villes du Cap (Afrique du Sud) et de Perth (Australie), soit à environ 4200 km de l'une et de l'autre. Madagascar est encore à 3500 km et le continent antarctique, le plus proche, à 2000 km plus au sud. Ces distances correspondent aussi aux stations de Characées les plus rapprochées. Aucune autre n'a été signalée, à notre connaissance, dans les îles australes de l'Océan indien, les Characées étant d'ailleurs connues pour leur rareté ou leur absence des îles océaniques (Atlantique, Pacifique) éloignées des grands continents.

En dépit des décalages relatifs de latitude, le climat des îles Kerguelen, par 48°27 à 50° de lat. S., est comparable, par ses températures, à celui de la côte sud de l'Islande (63°30 lat. N.) pourtant plus proche de 14° du pôle !

Les mesures thermométriques montrent qu'aux Kerguelen la température est comprise entre + 3° et + 11°C (été austral), – 2° et + 5° (hiver austral). La température des eaux y demeure donc peu élevée, si l'on tient compte aussi de la fréquence et de la violence des tempêtes (plusieurs mois). B. BOUSQUET (1974) souligne que pendant 6 mois de l'année, la température de l'eau de la rivière Sud est inférieure à 3°C et, pendant 10 mois, à 8°C. Toutefois, en milieu lentique, l'amplitude thermique journalière peut atteindre 12°C en été. Selon Y. THEREZIEN (1976), les variations de température, d'avril à décembre 1966, se sont étalées de 0°6 à 16°C pour des températures minimales journalières comprises entre 0° et 9°C et des températures maximales journalières passant de 0° à 16°C (eau d'étang peu profond).

Ces conditions thermiques ne sont pas sans rappeler celles de certaines régions septentrionales d'Europe (cf. nord de la Scandinavie) et de quelques milieux montagnards offrant encore, en zone tempérée froide, une possibilité de développement pour certaines espèces de Characées.

II. – CONDITIONS STATIONNELLES ET ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES DE *TOLYPELLA ANTARCTICA*

Les missions de la période récente, effectuées par A. LOURTEIG, P. COUR et B. de REVIERS permettent de mieux préciser certaines conditions stationnelles, jusqu'ici mal connues, de *Tolypella antarctica*.

Source : MNHN, Paris

1. Conditions de végétation.

Qu'il s'agisse d'observations publiées ou reprises par les auteurs (J.D. HOOKER, 1847; J.D. HOOKER, 1879 : récoltes de E.A. EATON en 1874; N. WILLE, 1928 : réc. de E. WERTH et E. VANHOFFEN en 1902) ou d'annotations relevées sur planches d'herbiers (J.D. HOOKER : récoltes de 1840; J.F. MOSELEY : réc. de 1874; A.E. EATON : réc. de 1874), les biotopes mentionnés ont un caractère strictement lacustre (sans autre précision de profondeur ou de température).

Au lac des Sternes, les Characées sont implantées parmi les galets, à environ 0,20 m de profondeur (A. LOURTEIG et P. COUR). Il en est de même à l'étang de la Sablière (galets; profondeur : 0,15 m à 0,40 m). Près de la Butte aux Fougères, proche de la pointe de Molloy, *Tolypella antarctica* vit sur la tourbe d'un étang à 0,30 m de profondeur. Dans ces quelques cas, il s'agit de biotopes susceptibles de mieux subir l'influence des variations quotidiennes de température notées par Y. THEREZIEN (1976). Ce sont de telles conditions qui rappellent – *mutatis mutandis* – celles réalisées dans certains biotopes à caractère précoce (début de printemps) et temporaire, occupés en Europe tempérée par quelques espèces du genre *Tolypella*.

Cependant, les observations récentes de l'un de nous (B. de R.) montrent des situations stationnelles très différentes des précédentes.

Au lac Armor, les populations de *Tolypella antarctica* se présentent en petites touffes éparses, bien fructifiées, sur fond de sable, à 3 m de profondeur. En dépit de conditions thermiques apparemment peu favorables, les fructifications sont nombreuses. Les organes reproducteurs, rougeâtres, sont visibles à distance par l'observateur en plongée-scaphandre (B. de R., 1977).

Au total, toutes les observations faites avant 1984 se rapportent à des milieux lentiques disséminés au sud-est de la «Grande Terre» (surtout : péninsule Courbet et massif Galliéni, cf. Carte I).

C'est au cours d'un voyage récent (B. de R., 1984) que des spécimens ont été observés et recueillis en milieu lotique.

Rappelons que peu de Characées s'adaptent à la vie en eau courante qui entraîne leur élimination si le courant dépasse 7-10 m à la minute. Seules, ont été observées, dans les régions européennes occidentales, à l'état permanent ou transitoire, des végétations considérées peut-être parfois à tort comme rhéophiles si elles sont localisées dans les zones marginales tranquilles des cours d'eau (précision non indiquée par certains auteurs). Citons cependant le cas de : *Nitella flexilis* Ag., *N. syncarpa* (Thuill.) Chev., *Chara globularis* Thuill., plus rarement : *Nitella opaca* Ag., *Tolypella glomerata* Leonh., susceptibles de se présenter en végétations d'eau légèrement courante, monospécifiques et très ouvertes, affectant l'aspect caractéristique de fuseaux, comme beaucoup de Phanérogames aquatiques des mêmes milieux (R. CORILLION, 1957).

Les stations d'eau courante à *Tolypella antarctica*, relevées en janvier 1984, se localisent à l'extrémité de l'anse du Volage, au pied de hauteurs légèrement

Source : MNHN, Paris

en retrait du littoral. Le site est constitué par une vaste prairie tourbeuse couverte de végétations denses à *Acena adscendens* Vahl., Rosacée aux longues et puissantes racines ligneuses. Un modeste cours d'eau, aux rives abruptes modelées par le courant, le parcourt. Il alimente un étang de niveau variable, partiellement occupé par des végétations à *Ranunculus moseleyi* Hook. et lui sert ensuite d'émissaire.

Le *Tolypelletum antarcticae* s'observe sur le trajet de ce cours d'eau, en populations presque pures et souvent fermées, pénétrées ici et là par les végétations à *Ranunculus biternatus* Sm., autre Renonculacée caractéristique des eaux douces de l'archipel. La masse des *Tolypella antarctica* se développe dans un courant d'intensité variable (très actif en 1977, faible en 1984), sous forme de chavelures onduleuses fréquemment enrobées de fines particules d'origine tourbeuse et par d'abondants filaments d'Algues filamenteuses (genres : *Spirogyra* sp., stérile et dominant, *Zygnema* sp.).

2. Les caractères spécifiques et l'influence du milieu.

— En milieu lentique, les caractères du *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. apparaissent comme suit (R. CORILLION, 1982) :

Plante monoïque vert pâle de 3-10 cm de haut, en petites touffes denses, à nœuds bulbillifères très nombreux à la base des [redacted] et [redacted] les rhizoïdes.

Phylloïdes stériles 4-5 par verticille, d'env. 220 µm d'épaisseur, souvent inégaux, à 3-5 (-6) cellules, atteignant jusqu'à 3 cm.

Phylloïdes fertiles 5-7(-8), en têtes appauvries, peu apparentes, avec 1(-2) nœuds pourvus de rayons secondaires latéraux, très rarement de rayons tertiaires. Cellules terminales arrondies.

Gamétanges conjoints ou séparés sur la même plante, au 1er nœud du rachis, ainsi qu'au 1er nœud d'un ou deux rayons secondaires (éventuellement), souvent brièvement stipités (pédicelle d'env. 180 µm).

Oogones 1-3, de 480-560 µm de longueur totale (coronule comprise), 400-460 µm de largeur. Cellules spirales à 9-10 spires. *Coronule* de 40-75 µm de haut sur (80-) 100-125 µm de large à la base.

Oospores de 270-375 (-415) µm de long sur 260-315 µm de large, à 6-8 crêtes spirales peu proéminentes (intervalles d'environ 40-60 µm) avec fines ponctuations sous les crêtes.

Anthéridies de (395-) 420-525 (-565) µm de diamètre.

— L'examen des spécimens d'eau courante de l'anse du Volage montre diverses modifications morphologiques, avec quelques écarts par rapport aux données numériques précédentes (en italiques) :

Plante monoïque *(à tendance subdioïque, par raréfaction des anthéridies)*, en *fuseaux nageants*, à nœuds bulbillifères très nombreux sur les axes. Axes de 200-400 µm de large.

Phylloïdes fertiles 5-8, à (4-) 5 (-6) segments, *jamais disposés en têtes*, avec 1 nœud basal pourvu ou non de 1-2 (rarement 3) rayons secondaires latéraux; *rayons tertiaires ordinairement absents* (fig. 1; fig. 2, A).

Gamétanges conjoints ou disjoints, *peu nombreux, inégalement répartis sur un même verticille, absents sur certains phylloïdes*, situés au 1er nœud du rachis, parfois *très longuement stipités* (fig. 1; fig. 2 A et C).

Source : MNHN, Paris

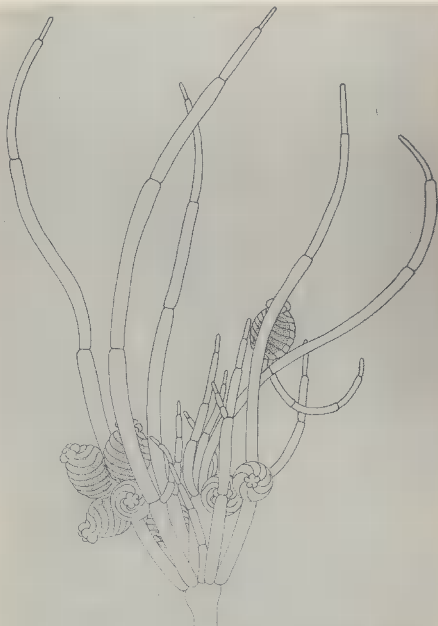


Fig. 1. — *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. — Extrémité d'un axe. Verticille fertile (7 oogones, absence d'anthéridies; ramification diminuée des phylloïdes). Gr. : x 20.

Source : MNHN, Paris

Oogones (0-) 1-5 sur le phylloïde (fig. 1; fig. 2), de 500-600 µm de long (coronule comprise), 400-440 µm de large. Cellules spirales à (8-) 9 (-10) spires avec *apex très renflé-saillant* après la chute de la coronule. Coronule d'env. 100 µm de large sur 60 µm de haut.

Oospores (0-) 1-5, d'env. 340-360 µm de long, sur 260-300 µm de large, à 6-8 crêtes spirales peu proéminentes.

Anthéridies ayant 500-550 (-600) µm de diamètre, fréquemment à l'extrémité de *longs pédicelles* (fig. 2, C) et présentant alors une forme ovale un peu aplatie (440-500 µm de haut sur 500-650 µm de large) (fig. 2, C).

– Comme dans la plupart des formes végétales d'eau courante, le thalle et ses diverses parties (axes primaires et secondaires, phylloïdes) montrent un allongement prononcé. L'axe principal peut atteindre 15 cm et au-delà pour certains sujets. Les phylloïdes fertiles sont eux-mêmes plus longs et plus grêles (fig. 2, A) que dans les formes lacustres. Ils possèdent surtout une structure simplifiée et peuvent être réduits au seul rachis comme dans le genre *Chara* (fig. 2, A). D'où l'absence de têtes pelotonnées d'aspect très complexe, à subdivisions très enchevêtrées, si constantes et caractéristiques du genre *Tolypella*[2]. Il en résulte une physionomie générale et un port nitelloïdes (genre *Nitella*) (fig. 1; fig. 2, A).

– Dans l'ensemble, la fructification est des plus appauvrie et la sexualité dégradée (fig. 2, A), au profit du développement de productions nodales bulbillifères, visibles à la base des verticilles et sur le système rhizoïdien. Chaque bulbille donne naissance à 5-8 axes nouveaux sur les sujets observés.

La réduction considérable du nombre de gamétanges semble davantage atteindre les individus disposés en plein courant mais, d'une manière générale, elle paraît être en corrélation avec les basses températures du milieu lotique local. Il faut noter la nette prédominance statistique des oogones (fig. 1) et la rareté des anthéridies (quelques unités seulement sur certains sujets). Cette condition subdioïque peut masquer la monoïcité réelle dans le cas d'une observation superficielle.

D'autre part, fait unique à notre connaissance chez les Characées, les anthéridies sont souvent pourvues de pédicelles très allongées (fig. 2, C). Nous notons, pour certains, une longueur atteignant parfois plusieurs millimètres (960 µm à 4800 µm; dans un cas : 11 mm !), valeurs sans commune mesure avec celles connues dans le genre *Tolypella* où les gamétanges sont très brièvement pédicellés à l'état normal. Ces anthéridies, comme les phylloïdes, baignent «entre deux eaux» dans le courant.

Le tableau ci-après résume les principaux cas relatifs à la distribution des gamétanges sur les phylloïdes des verticilles fertiles.

Les modalités de la distribution des gamétanges dans le genre *Tolypella* sont loin d'être aussi rigides que dans les genres *Nitella* et *Chara*, mais les dispositifs décrits *supra* sont des aspects extrêmes de l'appauvrissement de la fructification à l'intérieur du genre *Tolypella*.

2. D'où l'éthymologie du nom *Tolypella*, d'après le grec : *τολυπευμα* (= peloton).

Source : MNHN, Paris

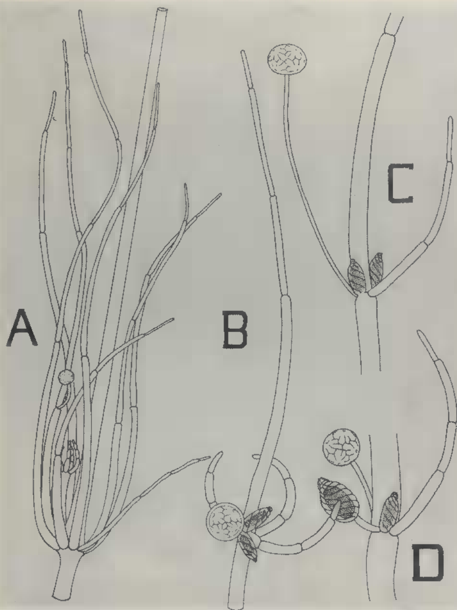


Fig. 2. — *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. — A. Verticille à 7 phylloïdes inégaux, 1 anthéridie stipitée, x 10; — B. Phylloïde à 5 segments; 3 rayons secondaires; 2 oogones et 1 anthéridie au 1er nœud, x 20; — C. Phylloïde (ramification au 1er nœud : 1 rayon secondaire, 2 jeunes oogones, 1 anthéridie longuement stipitée), x 25; — D. Phylloïde (ramification au 1er nœud : 1 rayon secondaire, 2 oogones, 1 anthéridie), x 28.

Source : MNHN, Paris

Nombre de gamétanges sur chaque phylloïde :		Nombre de rayons secondaires :
OOGONES	ANTHÉRIDIES	
0	0	
0	1 pédicellée	0
0	1	2
0	1 longuement péd.	0
1 pédicellé	0	0
1	0	1
1	1 péd.	1
1 péd.	0	2
2	1 péd.	0
2	1 péd.	1 (fig. 2, C, D)
2	1	3 (fig. 2, B)
3	1 péd.	0
4	1	[redacted]
5	[redacted]	0

Le nombre de segments des phylloïdes est de (4-)5 (-6).

Au total, l'étude des formes «rhéophiles» de *Tolypella antarctica* montre la profonde influence des conditions stationnelles et surtout climatiques locales sur la morphologie du thalle et les modalités de production et de répartition des gamétanges sur les verticilles de phylloïdes, puisqu'elles déterminent à la fois une simplification de la ramification et une dégradation au moins partielle de la sexualité.

La multiplication végétative est intensifiée par de nombreuses bulbilles dotées d'une grande capacité de production de nouveaux axes. La suppléance de la reproduction sexuée, au cours de certains étés plus froids, peut ainsi être assurée en totalité ou en partie.

Telle que nous l'avons décrite, la fructification appauvrie, très inégalement distribuée sur une même plante, comme sur un même verticille, contraste avec la surabondante production de gamétanges par les autres espèces de *Tolypella* des zones tempérées et chaudes du globe.

De nouvelles observations permettraient de connaître la nature du stock chromosomique, les modalités de dispersion des spermatozoïdes, de fécondation des oogones, ainsi que les conditions de germination propres aux oospores et à la formation des pro-embryons à une période de l'année (novembre-décembre = mai-juin de l'hémisphère boréal) où la température des eaux est encore très basse.

L'intérêt des formes d'eau courante de *Tolypella antarctica*, au-delà du polymorphisme dont elles témoignent et qui est de règle chez beaucoup de Characées, est aussi de souligner ses possibilités et ses limites d'adaptation et de résistance aux rudes conditions des printemps et étés antarctiques à la latitude des Kerguelen.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

BOUSQUET, B., 1974 — Contribution à l'étude écologique des Salmonidées introduits dans l'archipel des Kerguelen. *Dipl. Et. Ap. Biol. anim. Fac. Sci. Univ. Toulouse*, 58 pages dact.

CORILLION, R., 1957 — Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. 499 pages, 35 pl., 64 cartes. Imprimerie bretonne, Rennes. Réimpression par Otto KOELTZ, Koenigstein, R.F.A., 1972.

CORILLION, R., 1982 — Les Characées des îles Kerguelen (Terres australes et antarctiques françaises). *Bull. Soc. Et. Sci. Anjou*, n.s. T. XI : 47-64.

HOOKER, J.D., 1847 — The Botany of the antarctic voyage of H.M. Discovery ships *Erebus* and *Terror* in the years 1839-1843 under the command of captain Sir James Clark ROSS. I. Flora antarctica, part. II. Botany of Fuegia, the Falklands, Kerguelen's Land, etc., London (N° 22) : 381-396, pl. 169-176 (cf. p. 395).

HOOKER, J.D., 1879 — Botany of Kerguelen island *in* : Account of the petrological, botanical and zoological collections made in Kerguelen's Land during the transit of Venus Expedition in the years 1874-1875. *Philos. Trans.*, vol. 168 (extra vol.) : 9-23, pl. 1-23 (cf. p. 15).

MOSELEY, H.N., 1876 — Further notes on the plants of Kerguelen, with some remarks on the Insects. *Journ. Linn. Soc.*, London, Bot. 15 (82) : 53-54.

THEREZIEN, Y., 1976 — Algues d'eau douce des Iles Kerguelen et de l'Archipel des Crozet (à l'exclusion des Diatomées). I. Travaux sur les Algues d'eau douce des Iles Kerguelen et de l'Archipel des Crozet jusqu'en 1975. *Bull. C.N.F.R.A.* 41 : 21-59.

WILLE, N., 1928 — Süsswasseralgen von der Deutschen Südpolar-Expedition auf der Schiff «Gauss» (Leiter : E. von DRYGALSKI). II. Süsswasseralgen von der Inselgruppe Kerguelen. Dt. Südpol. Exp., Botanik VIII : 412-445 (cf. p. 440).

Source : MNHN, Paris